第 41 卷 第 2 期　　昆 虫 学 报　　Vol. 41, No. 2
1998 年 5 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　May, 1998

虫害诱导的植物挥发性次生物质及其在植物防御中的作用*

张　瑛　　严福顺**
(中国科学院动物研究所　北京　100080)

早在 19 世纪初，Kirby 和 Spence 就提出：几乎没有一种植物能够避免昆虫的取食为害，同时也没有一种植物能被所有植食性昆虫取食为害。后一种情况反应了任何植物对于昆虫的侵害总有某种防御机制使某些昆虫无法突破。在植物对昆虫的防御机制中最重要的是化学因素，其次是形态结构[1~2]。

植物对昆虫化学防御的类型主要有：(1) 产生能引起昆虫忌避或抑制昆虫取食的物质，使觅食昆虫避开、离去或者阻碍正在取食中的昆虫继续取食；(2) 产生阻碍昆虫对食物进行消化和利用的化学物质；(3) 产生某些物质使昆虫中毒死亡，或延迟其生长发育，降低繁殖率，从而使植物本身免于蒙受更大的损害[2]。(4) 产生某些挥发性物质引诱致害昆虫的天敌，以避免继续受到损害，这种方式又被称作间接防御[3~4]。

长期以来，对植物防御机制的研究局限于“植物—植食性昆虫”的两级营养关系中。近十年来，这方面的研究已扩展到“植物—植食性昆虫—植食性昆虫的天敌”三级营养关系中。

植食性昆虫的天敌搜寻猎物时，主要依靠带有相关信息的信息素(infochemicals)。对植食性昆虫的天敌有引诱作用的信息素可能来自于植食性昆虫、寄主植物、或两者相互作用的结果[5~6]。昆虫行为实验表明，微红绒茧蜂 *Cotesia rubecula* 对分别从寄主昆虫菜粉蝶 *Pieris rapae* 的粪便、口腔液、以及受菜粉蝶侵害的植株提取的挥发性物质均表现正趋性[7]。昆虫对信息素的利用取决于两个因素：信息素的可检测性 (detectability) 与可信性 (reliability)[8]。显然，直接来自食植昆虫的信息素是暗示食植昆虫存在的最可靠的信号。雌性成虫释放的性信息素引诱雄虫前来交配，其天敌就能利用这种高特异性的信息找到目标。昆虫性信息素也能被卵寄生的天敌利用，因为雌虫完成交配后，常在附近产卵。对于以昆虫幼虫为寄主或食物的天敌昆虫来说，植物受害所产生的挥发性物质对它们的引诱作用，远远超过食植昆虫本身或其遗留的粪便[9]。因为昆虫自身发出的气味物质量少，在远距离范围内不易被检测到[8,10]。与此相比，寄主植物产生的挥发性物质在远距离范围内就比较容易被检测到，不足之处是不如前者可靠。因此，天敌昆虫在搜寻猎物时面临着“可信性—可检测性”问题[8,11]。植食性昆虫诱导被害植物产生的挥发性次生物质 (herbivore-induced volatiles，以下简称 HIV) 释放量大，而且与致害昆虫有直接关

* 国家自然科学基金资助 (批准号 39770127)
** 联系人
1996-04-02 收稿，1997-05-09 收修改稿

系，提供的信息明显突出于环境中其它信息，从而将可信性与可检测性这两个方面较好地结合起来。

Dicke 及其同事首先发现，被害植物能积极主动地引诱致害昆虫的天敌，即受虫害诱导而改变其挥发性次生物质的组成相，为天敌提供可靠的信息。他们发现当棉红蜘蛛 *Teranychus urticae* 在金甲豆的叶片上取食时，植株释放出一组 HIV，能引诱捕食性的智利小植绥螨 *Phytoseiulus persimilis*。他们还发现 HIV 的组成成分依植物种类、红蜘蛛种类的不同而不同，甚至受同一种红蜘蛛为害的植株也因其栽培品系的不同而产生不同的 HIV，捕食螨类则能辨别这些差异，被吸引到相关红蜘蛛存在的植株上[9,12]。

单纯的物理损伤能使植物释放出大量的挥发性次生物质，其主要成分为已醛、已醇之类的脂肪酸衍生物，能引诱食植昆虫的天敌，但是这种引诱作用在损伤形成后很快就消退了[10]。而植食性昆虫的取食活动对植物造成的损伤，不仅能诱导植物改变其挥发性次生物质的组成相，增强对天敌昆虫的引诱作用，而且这种诱导出来的新的组成相能在损伤后持续相当长的时间，其诱导产物则以萜类、吲哚等为常见[8,3]。

关于 HIV 的诱导机制、化学组成、及其在植物防御中的作用等问题的深入研究，将有助于新的害虫防治对策的提出，为我国乃至全球农业的可持续发展作出贡献。

1　虫害诱导的植物挥发性次生物质(HIV)的特点

1.1　植食性昆虫的为害是 HIV 产生的必要条件

植食性昆虫的天敌能够区分受害植株与未受害植株的气味，体现这种差异的挥发性物质可能来自被侵害的植株，而不是致害昆虫本身[14]。在一个由金甲豆、棉红蜘蛛和智利小植绥螨组成的三级营养系统中，棉红蜘蛛的为害使金甲豆植株产生能引诱小植绥螨的 HIV。证据有：(1) 雌性小植绥螨能区别带有棉红蜘蛛和不带有棉红蜘蛛的植株[15]；(2) 去掉棉红蜘蛛及其可见的遗留物后，受害植株仍然能引诱小植绥螨，而且持续至少几个小时，但是棉红蜘蛛自己却不能引诱小植绥螨；虽然棉红蜘蛛的粪便对小植绥螨有一点引诱作用，但这并不能解释受害叶片对小植绥螨强大的引诱作用[16]；(3) 对来自于受棉红蜘蛛侵害的植株、物理损伤的植株、以及未受虫害的植株的挥发性物质分别进行化学分析，发现它们都含有典型的植物化学物质，如脂肪酸衍生物、萜类和苯甲基水扬酸酯等，其中萜类和酚类只在被棉红蜘蛛侵害的植株上空发现或含量更高，(E)-β-罗勒烯、4,8-二甲基-1,3(E),7-壬三烯和里那醇和甲基水扬酸酯都能引诱智利小植绥螨[4,17]。此外，对其它三级营养关系的研究也得到类似的结果，比如：(1) 金甲豆-棉红蜘蛛或苹果红蜘蛛 *Panonychus ulmi*－智利小植绥螨[4,18,19]；　(2) 玉米 *Zea mays*－甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua*－缘腹绒茧蜂 *Cotesia marginiventris*[20,21]；(3) 卷心菜 *Brassia oleracea capitata*－大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 或菜粉蝶的幼虫－菜粉蝶绒茧蜂 *C. glomerata* 或微红绒茧蜂[7,22~25]；(4) 芽甘蓝 *Brassia oleracae* L. via. gemmifera－大菜粉蝶的幼虫－菜粉蝶绒茧蜂[26]等。

1.2　萜烯类是 HIV 的主要成分

在许多研究过的三级营养体系中，萜烯类是常见于报道的 HIV 的主要成分，人为的

物理损伤或没有被害虫侵害的植株一般不产生或只产生少量的萜类物质[17,19,27]。在其它的一些三级体系中，未受害的植株上空也发现了萜类物质，但其含量明显少于被侵害的植株[26,28]。值得注意的是，有两种单萜(E)-4,8-二甲基-1，3，7-壬三烯和4，8，12-三甲基-1，3(E)，7(E)，11-十三烯在许多昆虫－植物互作关系中，被认为是植食性昆虫诱导的植物挥发性物质，例如被害虫取食侵害后的金甲豆、黄瓜、苹果、玉米、豇豆、棉花等都释放出这两种萜烯类物质[13]。它们的存在是否就暗示着食植昆虫的存在，至今尚无定论。虽然一些单子叶植物和双子叶植物含有能催化前体物橙花叔醇和牻牛儿基里那醇转化成这两种单萜的酶[29]，但是这不足以得出肯定的结论，因为卷心菜也含有此类酶，但被菜粉蝶或大菜粉蝶为害后却不产生这两种单萜，而产生4-甲基-3-戊醛和烯丙基异硫氰酸酯[25]。另外也有许多植物受害虫侵害后不产生这两种单萜，如受甜菜夜蛾侵害的大豆、受巢蛾 *Yponomeuta viginctipunctata* 侵害的植物 *Sedum telephium*[13]。许多植物的花也释放这类物质却与昆虫的为害毫无关系[30]。一些植物叶片能自然地释放出这些单萜，如芽甘蓝在未受损伤、物理损伤、虫害、经昆虫口腔液处理过的物理损伤等四种情况下放出的萜类物质基本相似[24,26]。

尽管答案尚不确定，但在已有的研究工作中，常发现它们和植食性昆虫为害的结果联系在一起，所以仍是今后工作的重点。

1.3 HIV是植物对害虫为害的整体性反应

Karban 和 Carey[31]的工作发现棉花植株被叶螨侵害后长出的新生组织跟没有受过侵害的植株的新生组织相比，前者对同一种螨具有更强的抗性。看来，棉花能对植食性昆虫的为害作出整体性化学应答。此外，Potting 等[32]也发现受玉米螟 *Chilo partellus* 幼虫为害的玉米植株上，未受伤害的叶片能产生对螟黄足绒茧蜂 *Cotesia flavipes* 有引诱作用的挥发性物质。现在认为，植物被昆虫侵害后，不仅其受伤部位产生HIV，没有被侵害的叶片也产生这样的物质，也能引诱害虫的天敌[17,33]。植物的这种能力扩大了HIV的空间影响范围或强度，使被害植株突出于周围环境，从而易于被致害昆虫的天敌发现，即提高其可检测性。Turlings 和 Tumlinson[33]发现，将折下的未受过虫害的玉米植株的茎部浸在幼虫口腔液的稀释液中，其叶片会释放出能引诱寄生蜂的萜类物质。Dicke 等人发现被侵害的金甲豆的叶片中存在水溶性诱导物，能使未曾受害虫侵害过的叶片释放HIV引诱捕食螨[34]。其原因究竟是昆虫的化学物质从植物的受害处转运到其它部位，还是昆虫口腔液在植物受害处引发植物合成内源性诱导物，随后被转运到别处？目前尚无定论。但是可以肯定，诱导的第一步必定有植食性昆虫的参与，而且整株植物都作出了反应[13]。

1.4 HIV释放的滞后性

近来对玉米和棉花 *Gossypium hirsutum* 的研究发现，被植食性昆虫取食为害隔夜后释放的物质在种类和数量上都明显多于刚刚被为害之际[35]。在连续三个光周期内收集被甜菜夜蛾侵害的棉叶所释放的挥发性物质，并进行化学分析，发现：损伤的早期主要释放大量的脂肪氧合酶衍生的挥发性化合物（如：(Z)-3-己醛，(Z)-3-己烯基乙酸）和萜类碳氢化合物（如α-蒎烯、香叶烯、石竹烯）；随着为害的继续，早期阶段释放得很少的其它一些萜类物质开始增多，逐渐从早期的闭环和开环式萜类占优势转变成另一些萜类为

主要成分。这些后期释放的萜类有(E)-β-罗勒烯、里那醇、(E)-4，8-二甲基-1，3，7-壬三烯、(E) -β-法尼烯、(E，E) -α-法尼烯、(E，E) -4，8，12-十三烯。早些时候，Turlings 等已发现，玉米被甜菜夜蛾幼虫取食为害开始 16h 后收集的挥发性物质中才含有大量的诱导产生的吲哚、萜烯、倍半萜，为害开始后 2h 在植物上空收集到的挥发性物质中只含有绿叶气味物质。其他的实验也说明，许多植物在受害的第 2 天释放的挥发性物质，比刚受害时释放的挥发性物质对害虫天敌有更加强烈的引诱作用[21,27]。显而易见，植物对植食性害虫的侵害作出应答需要一段时间，即存在滞后性。

不同种植物释放 HIV 的滞后期长短不一样。例如，萜烯类物质的释放在一年生的玉米、金甲豆和多年生的棉花作物中有所不同。植食性昆虫的侵害一发生，棉花就开始释放几种萜类物质，抑制取食或抵御其他的无关病原，16h 后才释放被诱导的物质[27]。玉米和金甲豆刚被侵害时不放出萜烯类化合物。这种差异很可能反映了植物的两种防御策略，正如 Coley 等[36]提出的：生长快速的一年生植物将大部分的能量用于生长而不是防御；生长缓慢的多年生植物在防御上的投入更多，形成有效的结构性防御，即在一些特化的结构中积累大量的游离单萜和倍半萜，一旦受到侵害立即释放出来，阻止害虫取食或使之中毒。现在的研究发现，这两种策略棉花兼而有之。这样，一方面，棉花植株产生更多的毒素或忌避剂作用于致害生物，另一方面又向致害生物的天敌提供可靠的信号，标示出致害生物的位置[35]。

1.5　HIV 释放的节律性

Loughrin 等还发现甜菜夜蛾的取食为害，诱导棉花在释放新的气味时表现出明显的昼夜节律[35]：受到侵害的第 2 天早晨，被诱导的萜类物质(E)-β-罗勒烯和(E)-4，8-二甲基-1，3，7-壬三烯的释放量开始增多，下午到达高峰，比开始释放时提高了 10 倍，晚上又减少，第 3 天再次上升，晚上再次下降。而其他的非诱导的萜烯类物质，如 α-蒎烯和石竹烯，在受到侵害的第 2 天后开始减少，以后不再增多。很明显，被诱导的萜烯类物质表现出的节律与花香的节律非常相似。此外，未受侵害的棉花植株释放的挥发性物质中也含有与 HIV 相同的成分，尽管含量低于受害植株，也表现出昼夜节律。可以推测，植食性昆虫的取食为害将叶片内在固有的节律性活动放大了。这种节律产生的机理可能包含有糖苷键的断裂[37]，并发生酸催化的醇脱氢反应使萜烯类碳氢化合物增多[38]，也可能是植食性昆虫的侵害诱导出一系列萜烯合成酶[39]，这仍有待于进一步的研究。

HIV 的昼夜节律正好与害虫天敌的活动规律相吻合。HIV 释放量最多的时候正是害虫天敌搜寻猎物或寄主的时候。与其说是植物调整自身的代谢途径来适应植食性昆虫的天敌，倒不如认为是昆虫天敌寻食或产卵时充分利用了这些可靠的化学信息。这种吻合也是在长期的协同进化过程中形成的[40]。

2　影响 HIV 的因素

虫害诱导的植物挥发性物质的组成和含量受很多因素的影响。植物方面的影响有植物种类、品系、发育阶段、受害部位、受害点的分布是否均匀、受害程度、受害持续的时间等；昆虫方面的因素有害虫的种类、发育阶段、口器的大小和形状、取食的行为方

式等；其他的非生物因素有光强、季节、水压等[8,13,25]。其中，影响最大的是植物的种类。

Takabayashi 等分析了被棉红蜘蛛侵害的4种植物（金甲豆、黄瓜、苹果、西红柿）产生的挥发性物质，发现苹果和西红柿释放的 HIV 非常简单，苹果主要放出(3E)-4，8-二甲基-1，3，7-壬三烯和少量的(E)-β-罗勒烯；西红柿只放出一种 HIV 成分，即甲基水扬酸酯。由于这两种植物都具有有效的直接防御方式——以叶表面能分泌粘性物质的腺毛来阻止棉红蜘蛛种群的维持，因此可以假定，对植食性害虫具有有效的直接防御机制的植物投入较少的能量用于 HIV 的生成和释放[41]。此外，Takabayashi 等人还发现苹果的 S. Red 品系和 Cox Orange 品系受 *T. urticae* 为害后产生的 HIV 中，(E)-β-罗勒烯和（3E）-4，8-二甲基-1，3，7-壬三烯在前一品系的 HIV 中的含量明显高于后一品系。Loughrin 等人也发现受甜菜夜蛾侵害的野生品种比商业化品种释放出更多的 HIV[42]。目前发现的同一植物不同基因型对植物 HIV 的影响都是在数量的变化上。

相对于植物种类对 HIV 的影响来说，不同种的植食性害虫使植物释放的 HIV 的差异较小。例如，红蜘蛛 *T. urticae* 和苹果红蜘蛛 *P. ulmi* 分别诱导苹果树 S. Red 品系产生的 HIV 中都含有4，8-二甲基-1，3（E)，7-壬三烯，只是含量不同，前者的诱导含量为49.4%，后者为8.5%[28]。这样的差异也足以使 *T. urticae* 的天敌绥螨 *Amblyseius potentillae* 和 *A. finlandicus* 作出选择——它们都只对 *T. urticae* 为害的苹果叶表现正趋性[15]。

在棉花和玉米中，观察到不同种害虫取食为害时，植株释放的挥发性物质的差异主要存在于非诱导的脂质氧化产物中，这些物质在植株受到损伤的同时释放出来。观察到的差异可能是因为各种昆虫的幼虫取食方式不同造成的。玉米因不同昆虫取食产生的 HIV 没有明显的质和量的差异[40]。

由上可知，植物释放的 HIV 具有明显的植物种属特异性，而针对害虫的特异性不强，不妨从植物的角度作这样的解释：HIV 在尽可能多地引诱有效的害虫天敌的同时，也引来一些无关的天敌，这并不会给植物带来不利影响。

植食性昆虫的发育阶段也能使植物的 HIV 发生数量和质量上的差异[43]。1龄期到4龄期粘虫 *Pseudaletia separata* 的幼虫诱导玉米产生的挥发性物质能引诱寄生蜂，而5龄期和6龄期幼虫侵害的玉米却不能。分析表明，受幼龄夜蛾幼虫为害的植株上空的收集物中，HIV 占80%，而5、6龄幼虫为害的仅占15%。分别用3龄期和6龄期幼虫口腔液处理叶片上人为损伤的部位，前者使植株产生 HIV，后者则不能。

3 HIV 在植物防御中的作用

HIV 的许多成分能直接作用于致害昆虫，如柠烯、蒎烯、香叶烯等对有些昆虫可引起忌避或抗生作用，法尼烯有保幼激素活性，能影响昆虫的生长发育，还有一些酚类是昆虫忌避剂或蛋白酶抑制剂。

HIV 不仅有直接防御作用，也是间接防御的手段。整个植株都能够对致害昆虫取食造成的局部损伤作出应答，通过调整自身的生理生化变化，在恰当的时间释放出大量的区别于周围环境并有一定特异性的 HIV，寄生物寻找寄主或捕食者寻找猎物时能够检测

和利用HIV提供的信息发现目标，解救受害植株。此外，HIV还能通过调节害虫病原性真菌的萌发来提高害虫天敌的作用效率，以避免植株继续受侵害[44]。

应该强调一点，以萜烯类物质为主的HIV的产生，不可能完全是在植物-寄生物或植物-捕食者之间的选择压力下形成的，更有可能是以植物与其进攻者之间的直接关系为基础形成的。萜烯类物质的产生主要与受到微生物侵害的植株有关，能抵御微生物的进攻，被植物病理学家称作"植物抗毒素"[45]。对于受到植食性昆虫侵害的植株来说，激活这些抗毒素来保护脆弱的创口可能是为了防止微生物的入侵，同时，这些物质也能直接作用于害虫本身，而且能被害虫天敌检测到。可以推测，植物通过HIV产生的间接防御源于直接防御。诱导机理的阐明将有助于检验该假说。

此外，HIV也可能是植物之间的通讯手段[18,28,46]。例如，Rhoades的实验发现，暴露于同类受害植株释放的HIV中的红桤木 *Alnus rubra* 和柳树 *Salix sitchensis* 的幼株受到的植食性昆虫的为害比对照组轻得多。然而，Lin和同事的实验结果却不尽如此：曾经同受大豆尺蠖为害的大豆植株放在一起的、没有受害的大豆植株，其叶片对墨西哥大豆瓢虫 *Epilachna varivestis* 的引诱作用与对照组相比，没有显著差异。如果能进一步搞清植物之间通过空气进行信号传递所涉及的化学物质，以及接收到信号的植物发生的生理生化变化，将给HIV在植物间的化学通讯中的作用提供直接证据，但目前尚无定论。

植物产生HIV，虽然有利于自身生存，但也可能会产生不利影响：(1) HIV含有大量的植物信息，有时也会引来更多的害虫；(2) 在引来害虫天敌的同时也会引来过寄生物（如寄生蜂的寄生性天敌）或过捕食者（如捕食螨的捕食性天敌）；(3) 可能给邻近的植株提出警告，使它们提高了生存竞争的能力，反而使自己在竞争中相对于周围的植株来说处于弱势，牺牲自己以保全整体。但不管怎么说，HIV也是植物与其他生物相互竞争、相互适应、协同进化的结果。

4　HIV的诱导机理

和绿叶气味一样，HIV是植物的挥发性次生成分。在没有受到其他生物侵害和物理性损伤时，植物体内挥发性次生物质较少，或者大量合成后积累在特定结构里，只有一少部分释放到空气中。当有伤口时，积累的挥发性物质就大量地从伤口进入空气，形成所谓的绿叶气味，但是它们不是植物的HIV。从前面的论述已知，HIV是由植食性昆虫的为害诱导植物发生某种生理生化变化，从而整株植物都参与合成并有规律地释放出来的有一定植物种属特异性的挥发性物质。

植物对植食性昆虫和病原体的侵害作出相应的生理生化反应，这种反应的第一步就是植物对外来信号的识别。致害昆虫诱导被害植株产生HIV的外源信号很有可能就存在于昆虫的口腔液中，因为昆虫取食时，通常要分泌口腔液，口腔液中就含有大量的酶类物质[2]。Potting等人将少量的玉米螟 *Chilo partellus* 的口腔液注射到未受损的玉米茎中，能诱导后者释放大量的HIV，吸引玉米螟的天敌——雌性螟黄足绒茧蜂 *C. flavipes*[32]。Turlings等将几种鳞翅目幼虫（草地夜蛾 *Spodoptera frugiperda*，美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea*，粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni*，梨豆夜蛾 *Anticarsia gemmatalis*）和南美沙漠蝗 *Schistocerca americana* 的口腔液稀释，然后将玉米茎的断口浸入其中，也能诱导玉米释放HIV，

对广寄生的缘腹绒茧蜂 *C. marginivertris* 和专性寄生的红足侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* 均有很强的引诱作用[47]。Mattiacci 与其同事不仅证实了大菜粉蝶 *P. brassidae* 幼虫的口腔液可诱导带有物理创伤的卷心菜释放 HIV，还进一步鉴定出口腔液中的β-糖苷酶是一种有效的激发剂[37]。β-糖苷酶广泛存在于许多昆虫的口腔液中，包括鳞翅目昆虫在内。现在，美国农部位于佛罗里达州的农业研究所的 H. T. Alborn[48]等人在甜菜夜蛾幼虫的唾液中发现了一种物质 Volicitin，即 N-（17-羟基-亚麻酰基）-L-谷氨酰氨，它能触发谷物释放 HIV 吸引夜蛾幼虫的寄生天敌。他们认为 Volicitin 在调节植物、昆虫及其天敌相互作用的一系列生化反应及化学信号传递中起关键作用。Volicitin 可能在植食昆虫中具有激素或消化作用，然而要搞清幼虫分泌 Volicitin 的机理还需要作更多的工作。

植物接受外部的侵害信号后，将它转变成内部信号，产生某种水溶性的内源激发物使整个植株都释放 HIV[34]。但是这些工作只能说明存在着内源信号物，而它究竟是什么物质，如何使植物大量释放 HIV，以及外源信号是怎样转换成内源信号的，这些方面的研究尚未见报道。HIV 在植物体内的代谢合成途径的研究将会为此提供重要线索。

植物挥发性次生代谢物大多是脂质的降解产物，尤其是其中的绿叶气味物质[49]；HIV 的主要成分萜烯类物质也是脂类氧化降解的中间产物乙酰辅酶 A 的衍生物，可以推测，HIV 的诱导过程中一定涉及脂质代谢的调控。Conconi 和 Ryan 等用止血钳模拟植食性昆虫对西红柿叶片的损伤，发现叶肉细胞内的亚麻酸和亚油酸含量升高，同时脂质总量在受伤后的 8h 内保持不变，因此他们认为脂肪酸的释放是激活防御基因的重要步骤[50]。此外，Saravitz 也发现物理损伤能诱导大豆叶片内脂肪氧合酶基因 7 和基因 8 的表达量升高，其中基因 7 表达量的升高只能维持 8h，而基因 8 能在损伤后 8～72h 内维持高水平的表达[51]。脂肪氧合酶催化茉莉酸合成的第一步反应，茉莉酸及其天然类似物对植物的生理活动有广泛的影响，包括对衰老、植物性贮存蛋白、蛋白酶抑制剂、分生组织的生长、植物间信号等的诱导[45]。脂质代谢在 HIV 形成过程中的具体调控过程有待研究。

植食性昆虫的取食活动对植物造成的物理损伤，也因其取食方式不同而使植物产生不同的反应。例如，对西红柿 *Lycopersicon esculentuni* Mill var. Castlemart 来说，4 种类型损伤对其多酚氧化酶、蛋白酶抑制剂、脂肪氧合酶和过氧化物酶这四种蛋白质的诱导量各不相同：（1）棉铃虫 *Heliothis zea* 幼虫的咀嚼式口器能诱导产生大量的多酚氧化酶、蛋白酶抑制剂、脂肪氧合酶；（2）斑潜蝇 *Liriomyza trifolii* Burgess 只能诱导出脂肪氧合酶；（3）瘿螨 *Aculops lycopersici* Massee 对其脂肪氧合酶活性具有显著影响；（4）物理损伤可诱导多酚氧化酶和蛋白酶抑制剂[52]。多酚氧化酶、脂肪氧合酶和过氧化物酶都参与脂质的代谢，对它们不同的诱导作用则产生不同的调控效应，使植物产生不同的 HIV 组成相。

总之，植食性昆虫对植物既造成物理损伤又产生化学刺激，同时还很可能传染病原体，这些复杂的刺激使植物作出复杂的反应，在形成直接化学防御的同时，也产生了间接的防御效果，既经济又实惠。HIV 的形成机制与其他防御机制交织在一起，其阐明需要植物生理学家与昆虫学家、微生物学家的共同努力。

5 结束语

在植物体对昆虫为害所具有的两种防御机制中，直接防御更为迅速、有效，而间接防御似乎并不显得很重要。但是对搜索产卵寄主的寄生蜂、寻找猎物的捕食性昆虫来说，植物释放的 HIV 的确是非常重要的线索，于是客观上形成了植物对植食性昆虫的间接防御手段。不管这种观点正确与否，HIV 诱导机制的阐明对于昆虫与植物协同进化途径的进一步研究将提供新的有力的理论依据，也是设计害虫生物防治新方法的理论基础。

参 考 文 献

1 Kirby W, Spence W. Introcdction to Entomology. London. (1987 年被钦俊德引用)

2 钦俊德. 植物对昆虫的防御. 见：钦俊德著. 昆虫与植物的关系——论昆虫与植物的相互作用及其演化. 北京：科学出版社，1987. 38～61

3 Price P W. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interactions among three trophic levels. In: Boethel D J, Eikenbary R D eds. Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects. Chichester: Ellis Horwood, 1986, 11～30

4 Dicke M, Sabelis M W. How plants obtain predatory mites as bodyguards. Neth. J. Zool., 1988, 38: 148～165

5 Vinson S B. Host selection by insect parasitoids. Annu. Rev. Entomol., 1976, 21: 109～134

6 Nordlund D A, Jones R L, Lewis W J (eds). Semiochemicals, their role in pest control. 1981, Wiley & Sons, New York, 306

7 Agelopoulos N G, Keller M A. Plant-natural enemy association in the tritrophic system, *Cotesia rubecula-Pieris rapae*-Brassiceae (Cruciferae): I. Sources of infochemicals. J. Chem. Ecol., 1994, 20 (7): 1 725～1 734

8 Vet L E M, Dicke M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. Annu. Rev. Entomol., 1992, 37: 141～172

9 Stowe M K, Turlings T C J, Loughrin J H *et al*. The chemistry of eavesdropping, alarm, and deceit. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 1995, 92, 1: 23～28

10 Steinberg S, Dicke M, Vet L E M. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia* (=*Apanteles*) *glomerata*. J. Chem. Ecol., 1993, 19: 47～59

11 Vet L E M, Wackers F L, Dicke M. How to hunt for hiding hosts: the reliability-detectability problem in foraging parasitoids. Neth. J. Zool., 1991, 41: 202～213

12 Dicke M. Prey preference of the phytoseiid mite *Typhlodromus pyri*: Response to volatile kairomones. Exp. Appl. Acarol., 1988, 4: 1～13

13 Dicke M. Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids: their role in plant-carnivore mutualism. Plant physiol., 1994, 143: 465～472

14 Sabelis M W, Dicke M. Long-range dispersal and searching behaviour. In: Hille W, Sabelis M W eds. Spider Mites, Their Biology, Natural Enemise and Control, World Crop Pests 1b. Amsterdam: Elsevier, 1985, 141～160

15 Sabelis M W, van de Baan H E. Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. Entomol. Exp., Appl., 1983, 33: 303～314

16 Sabelis M W, Afman B P, Slim P J. Location of distant spider mite colonies by *Phytoseiulus persimilis*: localization and extraction of a kairomone. Acarology Ⅵ, 1984, 1: 431～440

17 Dicke M, van Beek T A, Posthumus M A *et al*. Isolation and identification of volatile kairomone that affects

acarine predator-prey intercations. Involvement of host plant in its production. J. Chem. Ecol., 1990, 16: 381～396

18 Dicke M, Sabelis M W, Takabayashi J *et al*. Plant strategies of manipulation in predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application on pest control. J. Chem. Ecol,. 1990, 16: 3 091～3 118

19 Takayabashi J, Dicke M, Takayabashi S *et al*. Leaf age affects composition of herbivoer-induced synomones and attraction of predatory mites. J. Chem. Ecol., 1994, 20 (2): 373～385

20 Turlings T C J, Scheepmaker J W A, Vet L E M *et al*. How contact foraging experiences affect preferences for host-related odors in the larval parasitoid *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). J. Chem. Ecol., 1990, 16: 1 577～1 589

21 Turlings T C J, Tumlinson J H, Heath R R *et al*. Isolation and identification of allelochemcals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its host. J. Chem. Ecol., 1991, 17; 2 235～2 251

22 Wiskerke J S C, Vet L E M. Comparison of two *Cotesia* species foraging for solitarily and gregariously feeding *Pieris* host species. Proc. Exp. Appl. Entomol., 1991, 2: 190～195

23 Steinberg S, Dicke M, Vet L E M *et al*. Response of the braconid parasitoid *Cotesia* (=*Apanteles*) *glomerata* to volatile infochemicals: effects of bioassay set-up, parasitoid age and experience and barometric flux. Entomol. Exp. Appl., 1992, 63: 163～175

24 Blaakmeer A, Geervliet J B F, Loon V *et al*. Comparative headspace analysis of cabbage plants damaged by *Pieris* caterpillars: Consequences for in-light host location by *Cotesia* parasitoids. Entomol. Exp. Appl., 1994, 73 (2): 175～182

25 Agelopoulos N G, Keller M A. Plant-natural enemy association in the tritrophic system, *Cotesia rubeculia-Pieris rapae*-brassiceae (Cruciferae): Ⅰ. collection and identification of plant and frass volatiles. J. Chem. Ecol., 1994, 20: 1 955～1 967

26 Mattiacci L, Dicke M, Posthumus M A. Induction of parasitoid attracting synomone in brussels sprouts plants by feeding of *Pieris brassicae* larvae: role of mechanical damage and herbivore elicitor. J. Chem. Ecol., 1994, 20 (9): 2 229～2 247

27 McCall P J, Turlings T C J, Loughrin J *et al*. Herbivore-induced volatile emissions from cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedlings. J. Chem. Ecol., 1994, 20 (12): 3 039～3 050

28 Takabayashi J, Dicke M, Posthumus M A. Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: relative influence of plant and herbivore. Chemoecology, 1991 (2): 1～6

29 Boland W, Feng Z, Donath J *et al*. Are acyclic C11 and C16 homoterpenes plant volatiles indicating herbivory? Naturwissenschaften, 1992, 79: 368～371

30 Kaiser R. Trapping. Investigation and reconstitution of flower scents. In: Muller P M, Lamparsky D eds. Perfumes: Art, Science and Technology. London: Elsevier, 1991, 213～250

31 Karban R, Carey J R. Induced resistance of cotton seedlings to mites. Science, 1984, 225: 53～54

32 Potting R P J, Vet L E M, Dicke M. Host microhabitat location by stem-borer parasitoid *Cotesia flavipes*: The role of herbivore volatiles and locally and systemically induced plant volatiles. J. Chem. Ecol., 1995, 21 (5): 525～539

33 Turlings T C J, Tumlinson H. Systemic release of chemicals signals by herbivore-injured corn. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1992, 89: 8 399～8 402

34 Dicke M, Baarlen P V, Wessels R *et al*. Herbivore induces systemic production of plant volatiles that attract herbivore predators: extraction of endogenous elicitor. J. Chem. Ecol., 1993, 19: 581～599

35 Loughrin J H, Manukian A, Heath R R *et al*. Diurnal cycle of emmission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1994, 91: 11 836～11 840

36 Coley P D, Bryant J P, Chapin F S *et al*. Resource availability and plant antiherbivore defense. Science, 1985,

230：895～899

37 Matticci L, Dicke M, Posthumus M A. β-Glucosidase: An elicitor of herbivore-induced plant ordor that attracts host-searching parasitic wasps. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1995, 92: 2 036～2 040

38 Engel K H, Tressl R. Formation of aroma components from nonvolatile precursors in passion fruit. J. Agric. Food Chem., 1983, 31: 998～1 002

39 Lewinsohn E, Gijzen M, Croteau R B. Regulation of Isopentenoid Metabolism, ACS Symposium Series, 1992, 497: 8～17

40 Takabayashi J, Dicke M, Posthumus M. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. J. Chem. Ecol., 1994, 20 (6): 1 329～1 353

41 Loughrin J H, Manukian A, Heath R R *et al.* Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding of beet armyworm larvae. J. Chem. Ecol., 1995, 21 (8): 1 217～1 467

42 Turlings T C J, Loughrin J H, McCall P J *et al.* How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1995, 92: 4 169～4 174

43 Takabayashi J, Takahashi S, Dicke M *et al.* Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. J. Chem. Ecol., 1995, 21 (3): 273～287

44 Brown G C, Proghaska G L, Hildebrand D F *et al.* Green leaf volatiles inhibit conidial germination of the entomopathogen *Pandora neoaphidis* (Entomophthorales: Entomophthoraceae). Environ. Entomol., 1995, 24 (6): 1 637～1 643

45 Bennett R N, Wallsgrove R M. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. New Phytol., 1994, 127: 617～633

46 Bruin J. Sabelis M W, Dicke M. Do plant tap SOS signals from their infested neighbours? Tree, 1995, 10 (4): 167～170

47 Turlins T C J, McCall P J, Alborn H T *et al.* An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. J. Chem. Ecol., 1993, 19 (3): 411～425

48 Alborn H T, Turlings T C J, Jones H T *et al.* An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. Science, 1997, 276: 945～949

49 Hatanaka A. The biogeneration of green odour by green leaves. Phytochemistry, 1993, 34 (5): 1 201～1 218

50 Conconi A, Miquel M, Browse J A *et al.* Intracellular levels of free linolenic and linoleic acids increase in tomato lesves in response to wounding. Plant Physiol., 1996, 111: 797～803

51 Saravitz D M, Siedow J N. The differential expression of wound-inducible lipoxygenase genes in soybean leaves. Plant Physiol., 1996, 110: 287～299

52 Stout M J, Workman J, Duffey S S. Differential induction of tomato foliar proteins by arthropod herbivores. J. Chem. Ecol., 1994, 20 (10): 2 575～2 594

HERBIVORE-INDUCED VOLATILES AND THEIR ROLES IN PLANT DEFENCE

Zhang Ying Yan Fushun *
(Institute of Zoology, Academia Sinica Beijing 100080)

Abstract The feeding of herbivores induces plant to release special blends of volatiles guiding natural enemies to herbivores. This can prevent plant from severe damage, and is called “plant indirect defence”. Since its discovery by Marcel Dicke in 1988, the research on herbivore-induced volatiles (HIV) has been paid with great attentions all over the world, and a good number of investigations have been reported. According to them, this paper summarizes that: (1)HIV is induced by herbivores feeding on plant and different from green leave odour, (2) HIV is emitted systematically several hours after herbivores begin injuring, displaying diurnal rhythm similar to the natural enemies' foraging behaviour, (3)HIV generally contains several kinds of terpenoids, (4)specificity of HIV is much lower when different herbivores damage the same plant than when the volatiles are released by plant of different species and cultivars. Additionally the function and induction mechanism of HIV are fully discussed.

Key words herbivore-induced volatiles, indirect defence, natural enemy

* To whom correspondence should be addressed.